Comptes rendus de la Table Ronde tenue
à l'Université Paul-Sabatier à Toulouse –
27 - 28 avril 1979

LES COLLEMBOLES DU SOL, MARQUEURS BIOGÉOGRAPHIQUES DANS LE SUBCONTINENT INDIEN ET L'HIMALAYA

Paul Cassagnau

Abstract – The indian subcontinent, particulary the Himalayan range, is from biogeographical point of view a cross-road between the tropical afro-brazilian country, the territory of the South-East Asia and the northern eurasiatic shield.

The soil-insects of the group of Collembola are very efficient indicators in paleobiogeographic hypothesis : they are a testimony of early prejurassic evolution and are nowadays, especially in the Southern hemisphere, dispersed on the blocks of the parceled out Gondwanaland. It is possible to discern in edaphic populations of Indian-Himalayan territory group of species with very broad cosmopolitan or pangeic distribution, and gondwanian elements : Inabresian fauna *(Arlesia, Furculanurida, Aethiopella...)*, East-gondwan fauna *(Adbilobian* and *Phylliomerian* lineages), gondwano-tethyan fauna *(Troglopedetes, Acherontiella...)*, Cathaysian fauna (the *Lobella* group). Moreover the Family of *Neanuridae* shows in Himalaya a transversal differentiation of numerous endemic species with impoverishment from East to West.

Introduction

Toute étude biogéographique s'appuie au départ sur un simple constat de présence des espèces actuelles sur des portions plus ou moins grandes de la planète, plus exactement, dans le cas des formes terrestres, des continents actuellement émergés.

Cet instantané figé du monde contemporain vers lequel tendent les inventaires floristiques et faunistiques est l'aboutissement de deux histoires parallèles :

– la structuration phylogénétique progressive des lignées,
– la dynamique de leur support rocheux avec tout ce que cela comporte comme retombées climato-écologiques, la première sous-tendue par les caractéristiques intrinsèques du matériel vivant dans son aspect génétique, mais très fortement dépendante de la seconde dans son aspect adaptatif.

Les difficultés rencontrées dans la reconstitution de ces deux histoires passées font que de tout temps les géologues, par le biais de la paléontologie ont sollicité l'aide de la biologie dans la mesure où certains groupes ont pu laisser des restes tangibles de squelettes internes ou externes.

Mais certaines formes actuelles ayant conservé dans leur génome et souvent dans leur phénotype des traces de l'héritage acquis au cours des stades évolutifs précédents, peu à peu

s'est affirmée l'idée de leur utilisation possible comme indicateurs de l'histoire des lignées dans le temps et l'espace au même titre que les formes disparues.

La notion de «fossile vivant» déjà formulée par Darwin et souvent reprise par les biogéographes ou évolutionistes contemporains est née de cette démarche. Il faut cependant mettre l'accent sur l'utilisation abusive qui a été souvent faite de ce terme et repréciser les choses. Le terme de «fossile vivant» semble impliquer une stagnation dans le processus évolutif permettant à des espèces (ou à des genres) très anciens d'arriver jusqu'à nous sans transformation spectaculaire. Les exemples du Nautile, des Neopilina, du Coelacanthe ou de la Limule sont connus de tous. Ce sont des cas ponctuels et très précis, mais il nous paraît dangereux d'en faire, comme on le voit dans de nombreuses publications, un synonyme pur et simple d'organisme panchronique. Pour nous, un «groupe panchronique» est un ensemble biologique ancien ayant traversé les temps géologiques avec les mêmes vicissitudes et le même pouvoir évolutif que n'importe quel autre groupe, mais dans lequel **la diversification phénotypique pour aussi intense qu'elle ait été n'est jamais arrivée à masquer ou à détruire l'idiomorphon primitif**. Ce plan d'organisation très ancien qui apparaît en filigrane est le meilleur garant de la réalité parentale des formes actuelles entre elles et permet de retracer le trajet des troncs communs dans l'arbre phylogénétique des lignées.

Si le *Nemadus colonoides* (Coléoptère Catopidae) pholéophile d'Europe Occidentale cité par Jeannel (1942) est un «fossile vivant» présent dans l'ambre oligocène de la Baltique, avec le moindre de ses caractères morphologiques déjà en place, si les *Péripates* actuels sont étrangement semblables à ceux du Cambrien, de nombreux groupes d'Arthropodes enracinés dans le Paléozoïque montrent de nos jours une diversification morphologique telle qu'il est dangereux de laisser croire par le terme même de «fossile vivant» qu'ils pourraient être depuis longtemps définitivement figés dans leur carapace au même titre que les Mérostomes actuels.

Cette utilisation abusive de l'expression darwinienne se retrouve dans de nombreux travaux et rend parfois quelque peu ambiguë la pensée des auteurs. C'est la raison qui nous fait plus précisément préférer ici le terme de **groupe panchronique**.

Les Arthropodes du sol et des grottes constituent une véritable pépinière de groupes anciens, la plupart déjà différenciés au paléozoïque, d'autant plus fiables qu'ils sont en général très étroitement confinés à des biotopes spécialisés. Leur sténotopie et leur faible mobilité, leur pouvoir de diversification écologique en font un matériel de choix comme marqueurs biogéographiques dès lors que certaines précautions sont prises. On s'adressera de préférence à des groupes à fort pouvoir reproducteur et l'on évitera «la bête rare» dont la capture devient aléatoire et dont l'absence en certains points risque de ne pas être significative. On éliminera les cosmopolitismes anthropophiles généralement très faciles à déceler ; surtout, on subordonnera les conclusions biogéographiques à une analyse phylogénétique très poussée des lignées dont la systématique aura été révisée à l'échelle mondiale sur des critères non contestables. C'est peut-être là la condition la plus difficile à remplir du fait de la raréfaction alarmante des spécialistes. L'expérience montre que les synthèses biogéographiques réalisées par de simples compilateurs apparaissent le plus souvent comme nulles et non avenues.

Même s'il dispose d'une systématique sans défaut, le biogéographe se heurtera parfois à un dernier type de difficultés inhérent aux caractères intrinsèques de certains groupes qui les rendent peu utilisables à l'échelle mondiale. La divergence continue des lignées et l'explosion évolutive des fins de phylum avec hyperspécialisation et endémisme intense dans une région donnée font que, bien souvent, il est impossible de retrouver les traces idiomorphiques, seuls fils conducteurs permettant de relier les lignées apparentées entre elles. L'arbre phylétique ne montre que ses rameaux les plus récents coupés des grosses branches qui auraient pu nous indiquer quand et où se sont faites les bifurcations. Il est évident que dans ce cas là, une faunistique même très fouillée ne peut déboucher que sur une biogéographie locale plus proche de l'écologie ou de la dynamique des populations que d'une chorologie à l'échelle planétaire.

L'exposé qui va suivre tente dans la mesure du possible de tenir compte de toutes ces remarques et ne doit donc pas être considéré comme une vision exhaustive mais comme la mise en évidence de quelques exemples préalablement choisis parmi ceux qui prêtent le moins le flanc à une critique découlant des considérations exposées ci-dessus.

Considérations générales sur les Collemboles du continent indien

Rappelons tout d'abord brièvement les grands traits de la classification des Collemboles. Le tableau ci-après résume les principales familles reconnues par la taxinomie moderne. Nous n'avons pas poussé la classification au niveau des sous-familles, des tribus, sauf pour les *Neanuridae* dont nous reparlerons.

Les groupes taxinomiques encadrés correspondent, de façon approximative bien entendu, aux formes essentiellement adaptées à la vie édaphique de type interstitiel avec ça et là tendance à la migration en milieu cavernicole par troglophilie ou guanophilie. Les groupes non encadrés sont plus liés aux annexes de surface et au milieu épigé. Ils donnent aussi les principaux contingents d'espèces troglobies les mieux adaptées au domaine karstique, c'est-à-dire la plupart des formes souterraines non interstitielles (Cassagnau, 1971).

Bien entendu cette opposition entre *Poduromorphes* + *Isotomidae* + *Neelipleones* d'une part, *Entomobryomorphes* (sauf *Isotomidae)* + *Symphypleones* d'autre part n'est pas absolue, et il y a manifestement des genres de Collemboles appartenant à la deuxième catégorie bien représentés dans le sol et ses annexes, comme les *Sminthurinus* chez les Symphypleones, les *Lepidocyrtus* et *Pseudosinella* chez les Entomobryidae.

Nous avons mis à part les *Neanurinae* qui, bien que liés phylogénétiquement et physiologiquement aux autres Poduromorphes, ont tendance à l'état adulte à peupler les milieux très superficiels ou les annexes non interstitielles de surface et font preuve dans certains cas d'une atmophilie incontestable en milieu forestier. Il en est de même de certains *Pseudachorutinae* de grande taille.

En envisageant de façon très générale les conditions de vie offertes aux Collemboles, on peut dire que la faune interstitielle sera favorisée chaque fois que les structures du sol seront aérées et riches en horizons humifères, mais que les groupes de surface seront mieux représentés lorsque les structures des horizons édaphiques deviendront incompatibles avec un mode de vie interstitiel (minéralisation rapide de l'humus, sols argileux, ferrallitiques, inondables ou susceptibles de faire bloc en saison sèche). Il en est ainsi de la plupart des biotopes de la zone holotropicale en particulier sur le subcontinent indien.

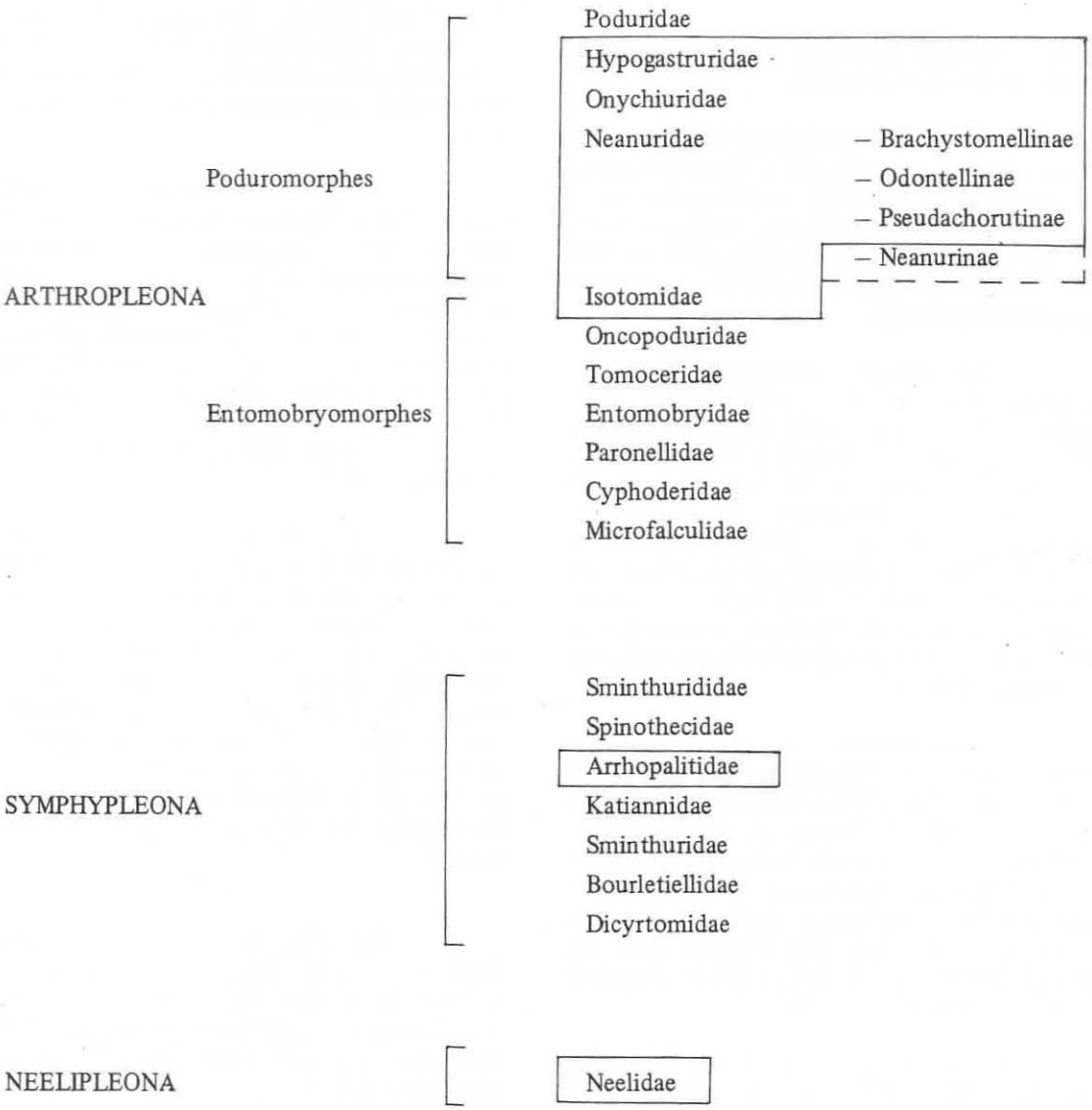
Sur les 190 espèces actuellement répertoriées de l'Inde non himalayenne, un tiers sont des formes édaphiques interstitielles, les deux tiers des espèces à tendance épigée. A titre de comparaison, le catalogue des espèces du sud-ouest de la France et des Pyrénées que nous avions publié en 1961 (206 espèces) comportait 3/4 d'espèces édaphiques pour 1/4 de formes à tendance épigée. C'est la proportion inverse qui s'établit pour les Collemboles d'Indochine étudiés par Denis en 1948.

Une première opposition d'origine essentiellement écologique apparaît donc entre les faunes tempérées et les faunes tropicales au niveau du spectre taxinomique global et on doit en tenir compte dans le choix des matériaux biogéographiques afin de mieux trier la part qui revient à la chorologie et à la paléogéographie dans la dissémination des espèces. Dans cet ordre d'idée, il faut souligner aussi l'intérêt des biotopes en discordance écologique, comme les biotopes tempérés de montagne en milieu tropical.

Ces précautions prises, et malgré l'état encore fragmentaire de nos connaissances touchant les faunes de l'Inde péninsulaire et de la zone himalayenne, quels enseignements pouvons-nous tirer des Collemboles dans le domaine biogéographique ?

Nous donnerons ci-après quelques exemples en nous limitant volontairement aux groupes dont la structure phylogénétique est particulièrement fiable (coupures génériques ne présentant aucune ambiguité) ou dont nous avons pu nous-mêmes revoir la systématique à

Tableau 1 – Principales familles reconnues par la taxinomie moderne



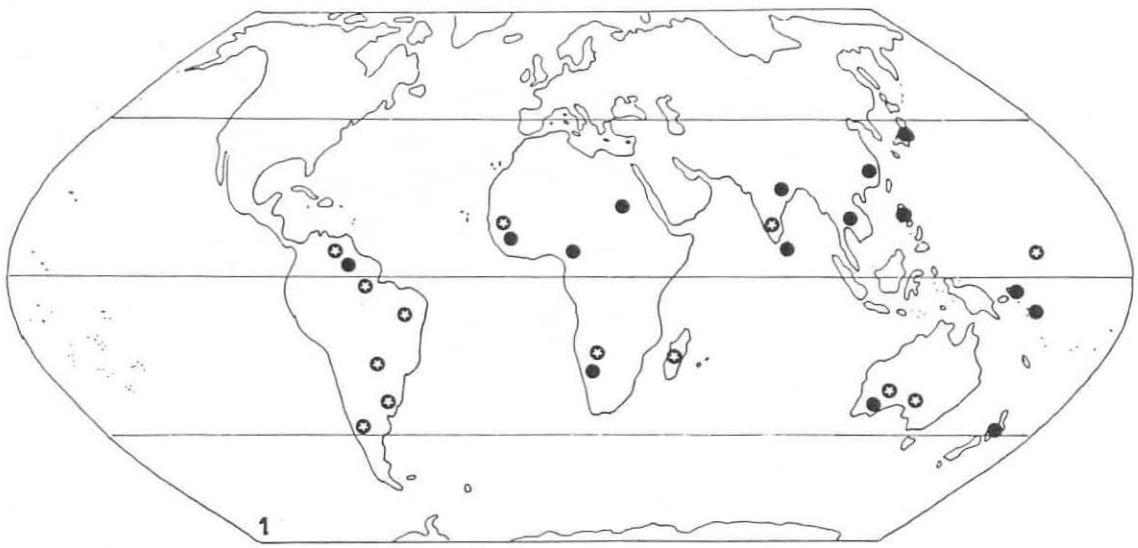


Fig. 1 – Répartition de deux genres de Symphypléones : *Temeritas* (Sminthuridae – étoile blanche sur fond noir) et *Calvatomina* (Dicyrtomidae – point noir)

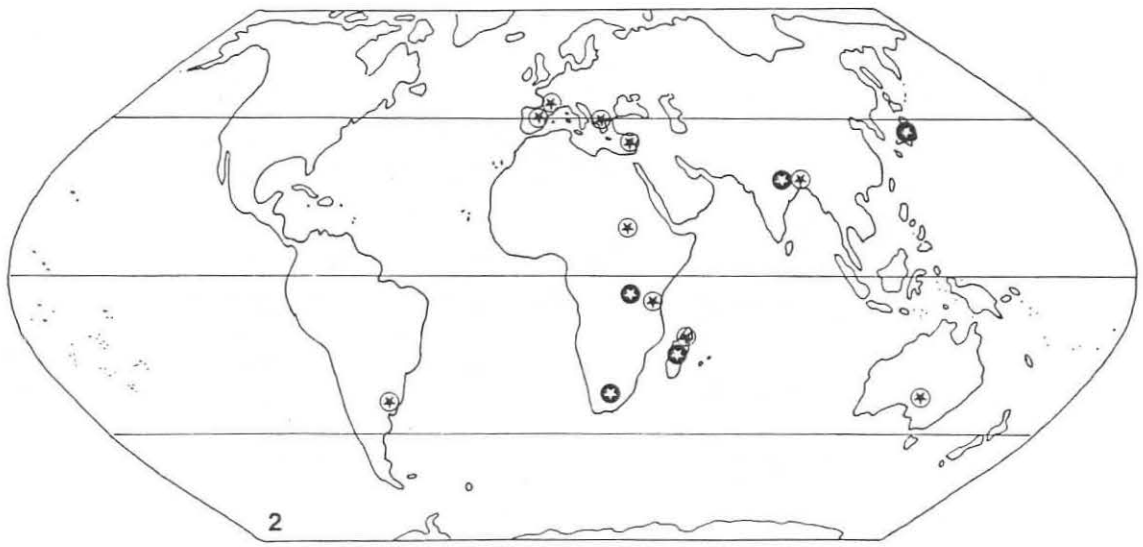


Fig. 2 – Répartition de deux genres de Symphypléones : *Stenognathellus* (Katiannidae – étoile noire) et *Papirinus* (étoile blanche)

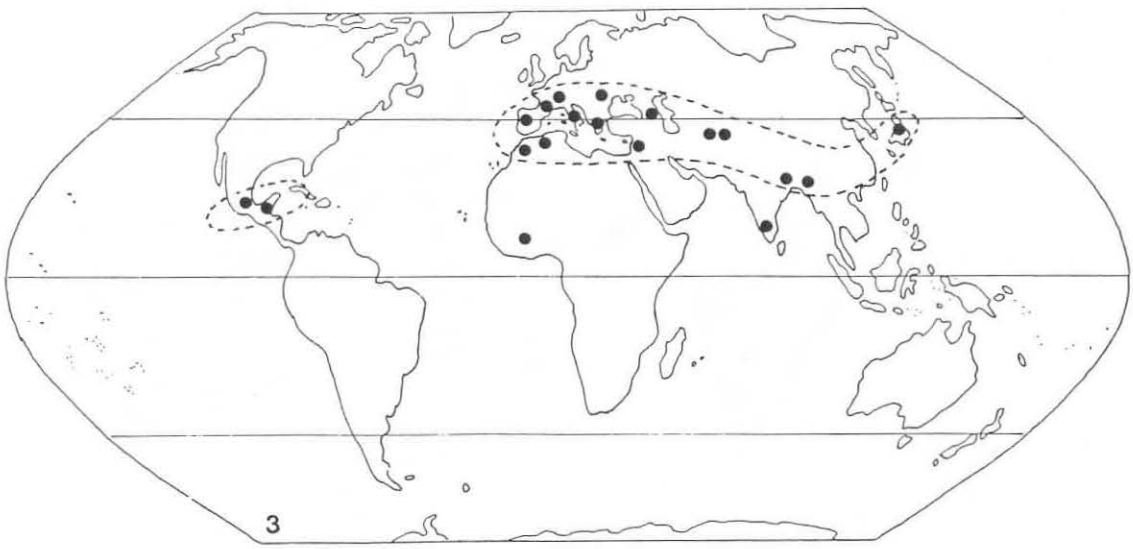


Fig. 3 – Répartition de Hypogastruridae de la lignée acherontiellienne : genres *Acherontiella*, *Acherontiellina*, *Acherontides*, *Pseudacherontides*. L'aire en tirets souligne la zone de migration dans le domaine cavernicole

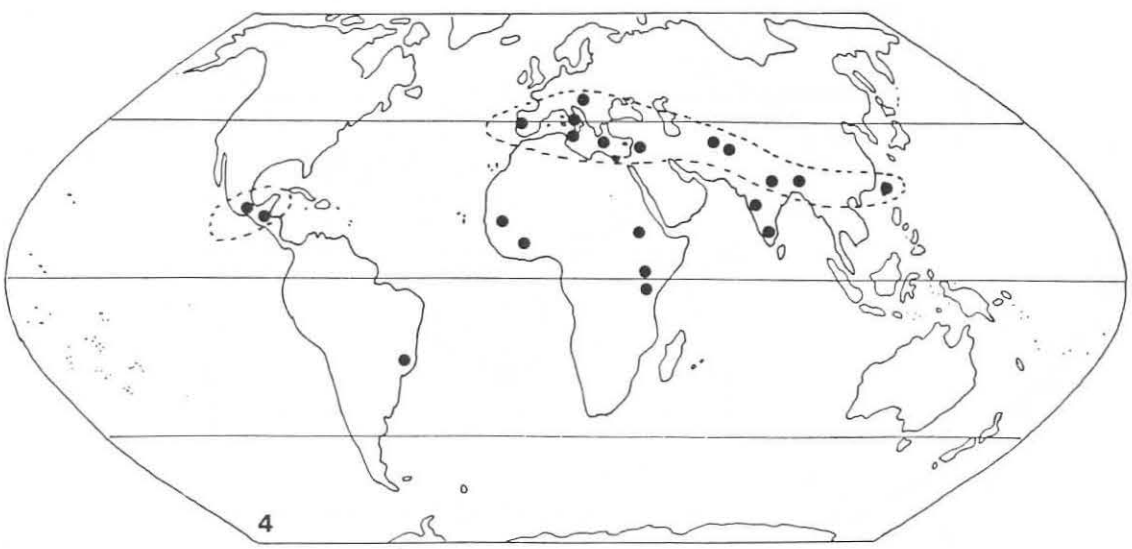


Fig. 4 – Répartition des Entomobryomorphes de la lignée troglopedetienne : genres *Troglopedetes*, *Troglopedetina*, *Trogonella*. L'aire en tirets souligne la zone de migration dans le domaine cavernicole

l'échelle mondiale, en particulier les *Neanurinae* qui ont en outre l'avantage d'être à la fois sténotopes et très diversifiés en milieux tempérés de montagne et sont à cet égard d'excellents marqueurs biogéographiques. Il est dommage à ce propos que nos connaissances sur les filiations réelles de la plupart des Entomobryomorphes soient encore trop imprécises pour nous permettre de les utiliser ici avec profit.

Quelques aspects du spectre biogéographique dans le subcontinent indien

Eléments à vaste répartition

Un certain nombre de genres sont représentés aussi bien dans la zone holarctique que sur le bouclier indien et ne nous apprennent que peu de choses : leur vaste répartition dans les deux hémisphères peut découler d'une lointaine origine pangéenne (rappelons que les Collemboles semblent déjà diversifiés au Dévonien moyen) ; citons entre autre, les genres édaphiques *Hypogastura, Xenylla, Willemia, Onychiurus, Tullbergia, Friesea, Brachystomella* (Poduromorphes), *Proisotoma, Isotoma, Folsomia* (Isotomidae), *Megalothorax, Neelus* (Neelipleones). Quelques-uns peuvent par contre être issus d'un cosmopolisme récent, comme les *Folsomides* doués d'un intense pouvoir de réviviscence après dessication.

Il faut noter cependant que la diversité de ces groupes est relativement faible dans les milieux tempérés de montagne si on la compare par exemple à ce qu'elle est dans les biotopes homologues de la zone holarctique.

Eléments d'origine holarctique

Les formes angariennes typiques comme les Isotomidae *Anurophorus, Uzelia, Pseudisotoma*, atteignent l'Himalaya, mais là encore sans y montrer une grande diversité spécifique, contrairement à ce qui se passe sur les massifs montagneux d'Asie centrale et d'Europe.

L'absence du genre *Tetracanthella* dans l'Himalaya est très révélatrice de la difficulté qu'ont eu ces lignées à s'implanter sur la chaîne à partir des foyers de dispersion du nord et de l'ouest.

Plus intéressante est la présence au Népal d'espèces du genre *Cyclograna*, Hypogastruridae du Japon et d'Amérique du Nord, différenciées par plurichaetose à partir des lignées extrêmes-orientales de *Ceratophysella*. Se rapproche de ce type la répartition du genre *Morulina* (Neanurinae) essentiellement lié au domaine glaciaire asiatico-américain descendant le long des rivages nord-pacifique et présentant deux aires rélictuelles en Europe centrale (Carpathes, Tatras) et au Népal (Fig. 10).

Eléments holotropicaux ou gondwaniens sensu-lato

Il s'agit des nombreuses formes largement disséminées sur toute l'aire tropicale pouvant atteindre à l'est le domaine cathaysien et pacifique. C'est ici que doivent se placer un grand nombre de représentants des Entomobryens de surface et de Symphypléones. Les formes pangondwanes sont typiquement représentées par les *Paronellidae*, les *Dicranocentrus* (Entomobryidae) et de nombreux genres de Symphypléones parmi lesquels les plus caractéristiques sont les *Temeritas* (Sminthuridae) et les *Calvatomina* (Dicyrtomidae) dont la répartition est schématisée sur la figure 1, ainsi que les *Sphyrotheca* (Sminthuridae) – (Betsch, 1978).

Pour ce qui est des *Paronelliens*, leur inféodation aux milieux tropicaux limite sensiblement leur pénétration en altitude et ils se raréfient dans l'Himalaya à partir de 2000 à 2500 m d'altitude.

Les *Dicranocentrus* eux, peuvent atteindre des altitudes de 3000 m. Leur phylogénie a été révisée tout récemment par Mari-Mutt (1979).

Le caractère embryonnaire de la systématique des Entomobryens tropicaux interdit malheureusement d'apporter pour l'instant plus de précisions, mais on peut certainement espérer de ces riches contingents holotropicaux, des enseignements susceptibles d'éclairer certains points de la biogéographie de l'ensemble gondwan.

Certains genres de Symphypléones édatiques paraissent avoir atteint la région méditerranéenne comme les curieux *Stenognathellus*

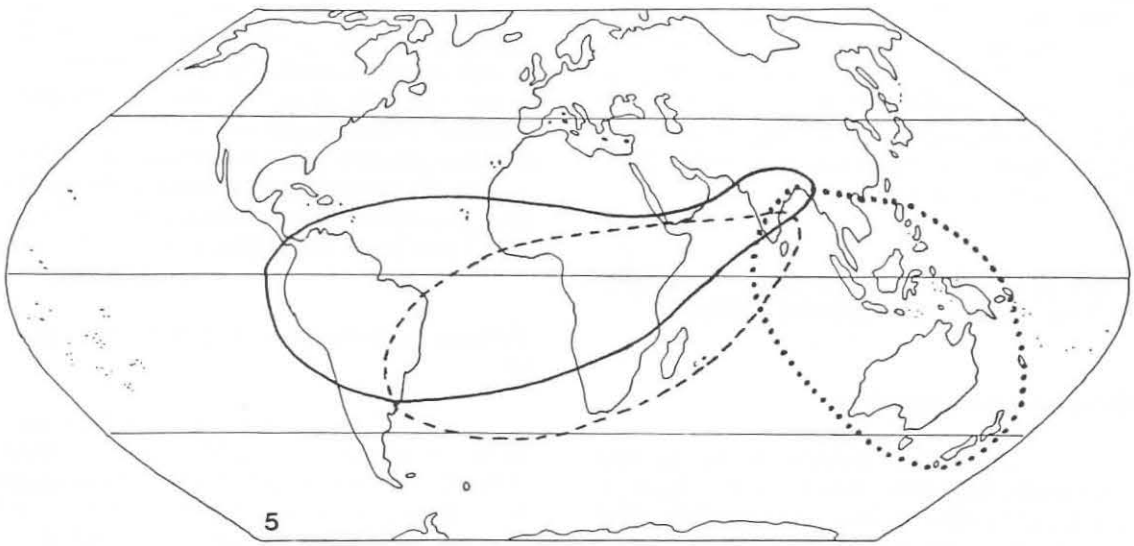


Fig. 5 – Répartition de quelques Pseudachorutinae à pièces buccales réduites : genres *Arlesia*, *Kenyura*, *Fulculanurida* (trait) ; *Aethiopella* (tirets) ; *Ceratrimeria* (points)

(Fig. 2) (Katiannidae) et peuvent ainsi faire la transition avec la catégorie suivante.

Eléments gondwaniens à dispersion téthysienne

Il s'agit de formes qui ont longtemps été considérées comme troglobies stricts dans les massifs karstiques européens. Connues depuis les premières recherches biospéologiques, elles constituent deux lignées dont les têtes de file sont les genres *Acherontiella* (Poduromorphe Hypogastruridae) et *Troglopedetes* (Entomobryomorphe Cyphoderidae) créés tous deux par Absolon et dont le nom met nettement l'accent sur l'inféodation au milieu cavernicole (*Acherontiella onychiuriformis*, 1913 d'Algérie et *Troglopedetes pallidus*, 1907 du karst yougoslave).

Depuis ont été créés les genres voisins *Acherontiellina, Acherontides, Pseudacherontides* d'une part, *Troglopedetina, Trogonella* d'autre part. Nous n'entrerons pas dans le détail systématique de ces deux lignées et regrouperons sur les figures 3 et 4 la répartition des formes actuelles connues, en soulignant d'un tiret les zones où a eu lieu effectivement la migration dans le domaine souterrain. Au sud de cette limite soulignant les rivages téthysiens, les espèces ont conservé un mode de vie édaphique, les *Acherontielliens* pouvant localement s'adapter aux biotopes froids de montagne comme *Acherontides edaphica* du Népal qui monte à 5250 m d'altitude dans le Khumbu.

Les *Troglopedetiniens* édaphiques ne dépassent pas l'étage subtropical supérieur à *Castanopsis indica* dans le massif des Annapurna (entre 1000 et 1500 m d'altitude). On a là, soit la persistance d'un vieux groupe pangéen éliminé des régions tempérés lors du refroidissement post-paléogène sauf dans les régions karstiques péri-mésogéennes où elles ont pu trouver refuge sous terre, soit plus vraisemblablement, un peuplement pangondwanien ayant petit à petit changé d'habitat sur la marge nord de sa zone d'extension (Delamare, 1951).

Eléments inabrésiens

Il s'agit de lignées différenciées sur la portion nord du gondwana pré-jurassique appelée *Inabrésie* par Jeannel par opposition à la

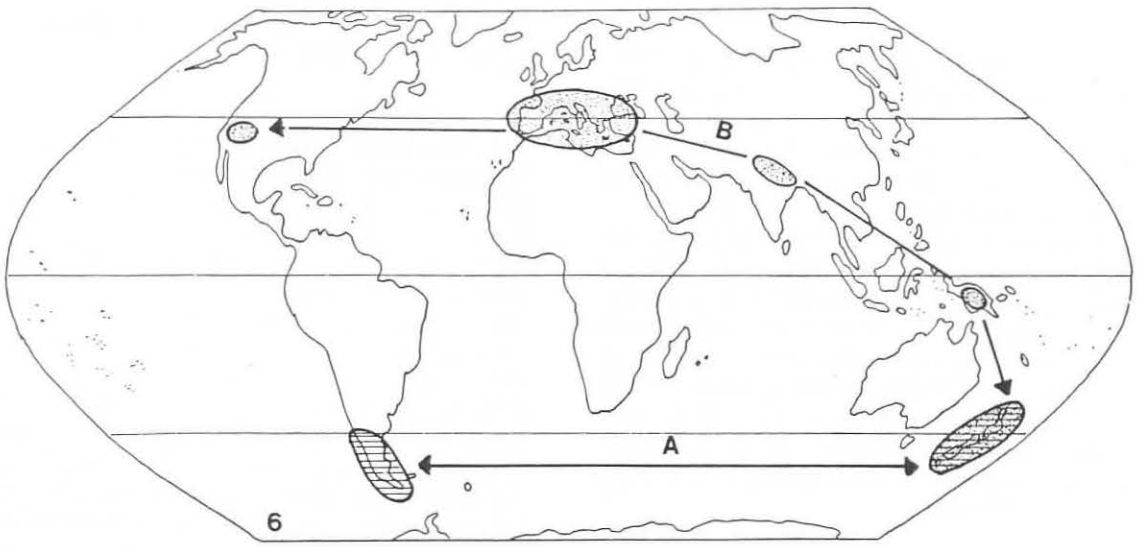


Fig. 6 – Répartition de quelques Pseudachorutinae à pièces buccales complexes : genres *Notachorudina*, *Forsteramea*, *Cassagnaurida*, *Delamarellina*, *Quatacanthella* (hachures, lignée A) ; *Pseudachorudina*, *Cassagnaudina* (pointillés, lignée B)

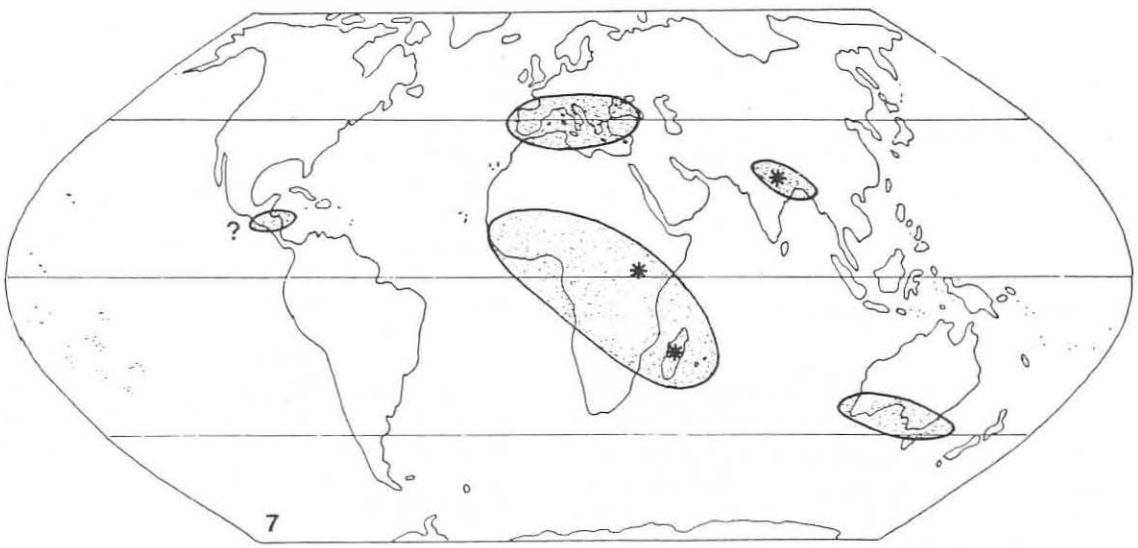


Fig. 7 – Répartition des Neanurinae de la lignée *adbilobienne*. Les étoiles soulignent la localisation du genre *Travura*

Paléantarctique, et ayant persisté de nos jours sur le massif brésilien, l'Afrique, Madagascar et l'Inde.

Une meilleure connaissance des Entomobryomorphes épigés devraient nous permettre d'y déceler de nombreuses espèces de ce type mais nous avons déjà dit combien ce groupe était mal connu sur le plan de la systématique phylogénétique. Nous nous contenterons de faire appel aux *Pseudachorutinae* un peu mieux connus malgré encore de grosses lacunes. La figure 5 regroupe les aires de *Aethiopella, Arlesia, Kenyura, Furculanurida*, ces derniers atteignant la zone himalayenne mais sans y montrer une forte diversité spécifique (*Arlesia nakaoi, Kenyura nepalensis, Furculanurida ashrafi*). Une prospection méthodique de l'Inde pourra peut-être permettre un jour d'y ajouter le genre *Neotropiella* actuellement afro-brésilien.

Eléments gondwaniens orientaux

A ces *Pseudachorutinae* gondwaniens occidentaux, on peut opposer les lignées orientales, très nombreuses dans beaucoup de groupes d'Arthropodes (Jeannel, 1942) et dont le centre de gravité se situe nettement sur l'Afrique sans rapports directs avec l'Amérique du Sud. Tout se passe comme si leur différenciation, bien que précoce (et bien entendu antérieure au morcellement du gondwana oriental), avait été conditionnée par l'existence d'une barrière géographique ou écologique entre l'Afrique et le bouclier brésilien. Les *Neanurinae* himalayens les plus intéressants se rangent dans cette catégorie car ces formes ont donné de nombreuses espèces orophiles dont la plupart sont encore inédites.

La lignée «phylliomérienne»

Le genre *Phylliomeria* a été créé par Delamare-Deboutteville en 1948 pour une espèce du Mont Elgon (Afrique orientale) puis retrouvé par Yosii dans du matériel en provenance de l'est Népal. C'est un des éléments les plus typiques de nos récoltes dans l'Himalaya central et oriental entre 2000 et 4000 m d'altitude. On trouve en outre à cette altitude des espèces très originales que nous placerons dans deux genres nouveaux gravitant autour du type *Phylliomeria*. A l'heure actuelle cette lignée compte 5 espèces des montagnes de l'Est africain, 3 espèces à La Réunion, 3 espèces dans le sud de l'Inde et à Ceylan, 22 espèces dont 18 nouvelles dans l'Himalaya népalais et indien (Fig. 8).

Il suffit d'un examen rapide des cartes de reconstitutions paléogéographiques du Jurassique pour se rendre compte que l'insularisation actuelle des foyers de différenciation résulte de la fragmentation, à partir du Crétacé, d'une aire unique est-gondwane, cette insularisation étant encore accentuée par la localisation aux biotopes tempérés de montagne de la plupart des espèces au sein de la ceinture tropicale (les espèces himalayennes de *Phylliomeria* supportent mal par exemple des températures supérieures à 15°C). Un tel type d'aire ainsi morcelée n'est pas rare chez les Invertébrés terrestres et la carte donnée récemment par Legendre (1979) pour les Araignées *Theridiidae* du genre *Phoroncidia* montre une analogie évidente avec notre figure 8.

La lignée «adbilobienne»

Caractérisée par la coalescence des aires chétotaxiques et des tubercules dorsaux de chaque côté du 5ème tergite abdominal, les *Adbiloba* primitifs sont surtout des formes africano-malgaches d'une part, népalaises d'autre part, ce qui n'est pas sans rappeler la répartition phylliomérienne. L'évolution s'est poursuivie en Afrique et dans l'Himalaya central par diversification des espèces et par accentuation des soudures de tubercules conduisant à l'émergence du genre *Travura* de loin le plus évolué de la lignée avec 4 espèces actuellement décrites : *Travura reticulata* de l'Est africain, *betschi* de Madagascar, *divergens* de l'Himalaya népalais, *sikkimensis* de l'Himalaya oriental (Cassagnau et Deharveng, 1979, fig. 7).

Un deuxième type d'évolution qui semble limité à l'Himalaya oriental est à l'origine d'espèces de grande taille, la plupart inédites, présentant une plurichaetose secondaire plus ou moins accentuée et l'hypertrophie du 5ème tergite. Ces espèces sont en cours d'étude.

S'enracinant aussi au sein des *Adbiloba*, le genre *Bilobella* a atteint la région égéidienne où il s'est diversifié, l'espèce expansive

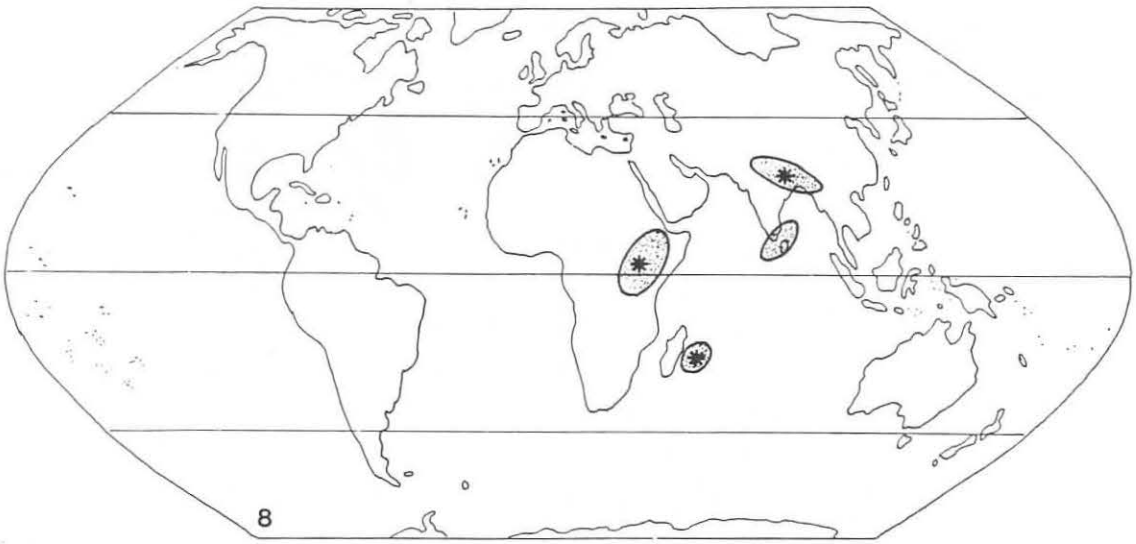


Fig. 8 – Répartition des Neanurinae de la lignée *phylliomerienne*
Les étoiles soulignent la localisation du genre *Phylliomeria*

de *B. aurantiaca* ayant, elle, gagné les régions périméditerranéennes occidentales (Cassagnau, 1979).

Il n'est pas impossible que cette migration ait atteint la région centro-américaine comme nous le laisse supposer du matériel qui nous a été récemment communiqué. On aurait là, une situation tout à fait comparable à l'histoire des *Perileptini* et des *Lymnastes* (Coléoptères Trechidae) minutieusement analysée par Jeannel (1942).

Le genre *Papirinus*

Les caractères morphologiques de ce genre en font une des formes les plus primitives des Symphypléones. Il figure parmi les genres charnières définis par Betsch (1978). A quelques détails près, il peut être assimilé aux lignées orophiles originaires du gondwana oriental puisqu'on le rencontre en montagne tempérée entre 1500 et 2000 m d'altitude en Afrique du sud (Drakensberg), en Afrique orientale (Kivu), à Madagascar, au Népal et, à plus basse altitude, au Japon (Fig. 2).

Eléments gondwano-cathaysiens

Les *Neanurinae* constituant la lignée lobellienne (genres *Lobella, Crossodonthina, Coecoloba* et genres satellites en cours de révision) sont manifestement centrés sur l'Asie du sud-est et la région cathaysienne au sens large (Fig. 9). Ils pénètrent en Inde le plus souvent à basse altitude, et son très peu représentés dans la zone himalayenne. Leur origine est sans doute très différente des lignées gondwaniennes orientales vues précédemment : la persistance chez les formes primitives de l'appareil buccal broyeur permet de penser qu'ils sont plus proches des *Pseudachorutinae* du type *Pseudachorudina* et vraisemblablement issus de souches différenciées sur la paléantarctide ou plus tard sur le bouclier australo-guinéen. Les plus évolués d'entre eux peuplent la région nord cathaysienne (Japon, Corée, Formose) ; rappelons à ce propos qu'on ne connait aucun *Neanurinae* à pièces buccales primitives sur l'Inabrésie occidentale (Afrique et bouclier brésilien). Nous pouvons placer dans cette catégorie les *Ceratrimeria* (Pseudachorutinae) qui atteignent l'Inde du sud (*C. indica* des Nilgiri, Fig. 5) et la lignée des *Uchidanuriens*

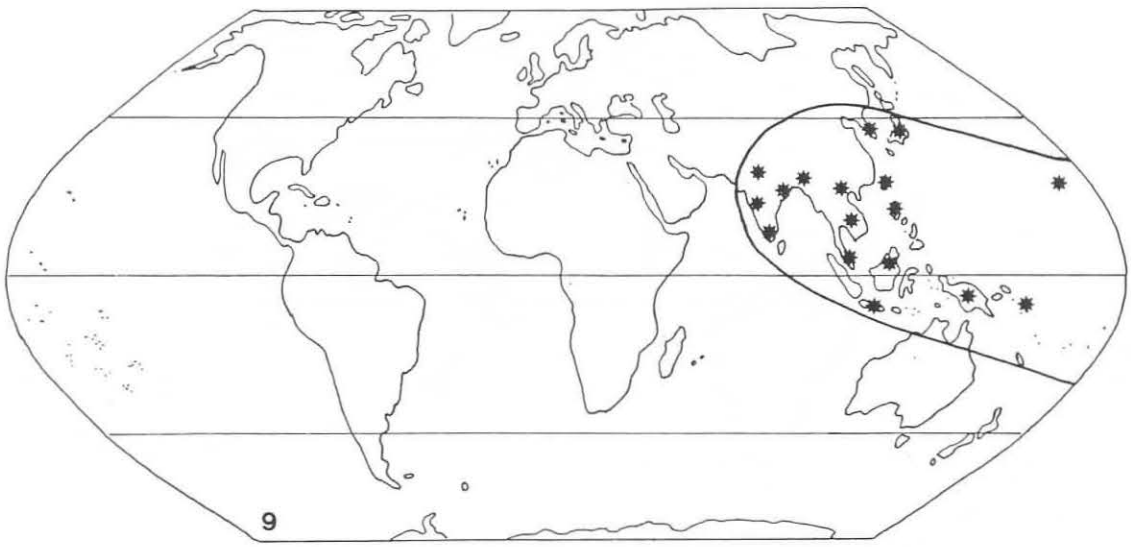


Fig. 9 – Répartition des Neanurinae de la lignée *lobellienne*

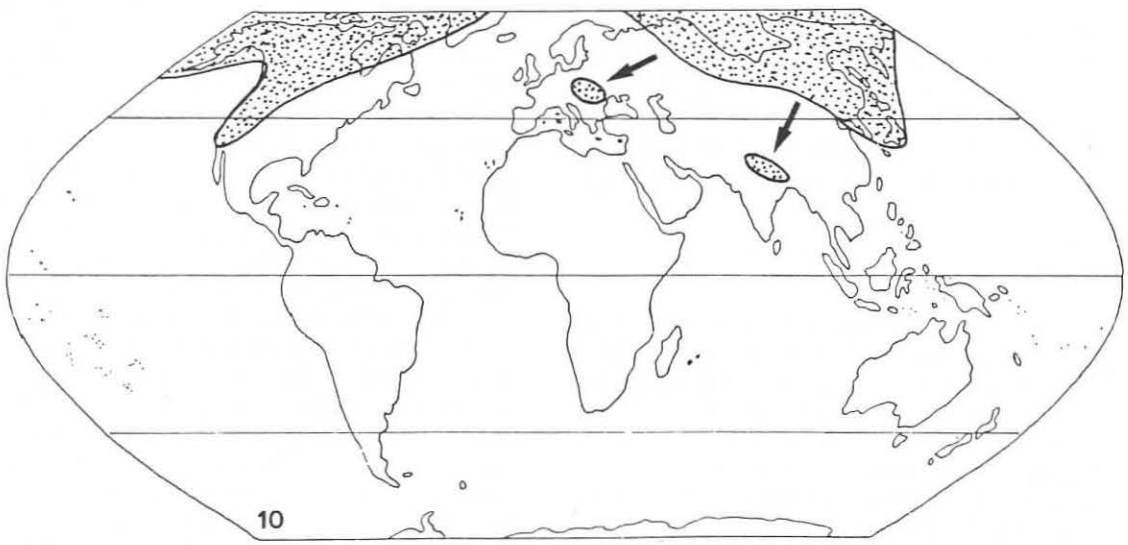


Fig. 10 – Répartition des Neanurinae du genre *Morulina*

représentée en Assam par un genre nouveau en cours d'étude.

Les *Pseudachorutinae* à pièces buccales complexes

La juxtaposition de caractères primitifs (capitulum maxillaire complexe, persistance de la furca, des yeux, de l'organe postantennaire) dans la plupart des espèces confère un grand intérêt à un ensemble de genres dont nous donnerons la répartition sur la figure 6.

Ils correspondent aux formes ayant conservé la furca dans les *Anuridini sensu*, Massoud, 1967. Ils ont aussi en commun d'être très généralement inféodés à des biotopes froids ou tempérés, soit sur l'aire paléantarctique (le «gondwana froid» de Vandel), soit dans les montagnes tropicales ou holarctiques, en particulier dans la région méditerranéenne. Quatre espèces peuplent les humus et les mousses des massifs himalayens. On peut voir peut-être dans leur répartition les restes d'une dispersion centrifuge d'une lignée pangéenne expansive différenciée sous un climat tempéré ou froid, ou plus vraisemblablement la migration d'un peuplement paléantarctique ayant profité d'un refroidissement général des continents mais aujourd'hui cantonnés aux biotopes refuges de montagne. Quoiqu'il en soit, leur histoire est certainement très ancienne et pose un des problèmes les plus difficiles à résoudre. Les espèces parfois morphologiquement très voisines sont confinées à des biotopes spécialisés et très éloignés les uns des autres appartenant à des massifs montagneux, eux, parfois récents.

Il est possible que les souches orientales de cette lignée aient été à l'origine et des *Anurida* d'Extrême-Orient et des lignées gondwano-cathaysiennes analysées précédemment, les *Anurida* d'Europe et d'Amérique dérivant des souches holarctiques. Malheureusement la révision phylogénétique des *Anuridini* n'a pas encore été entreprise à partir de critères fiables et il faut en rester au stade de l'hypothèse.

Le problème de l'endémisme

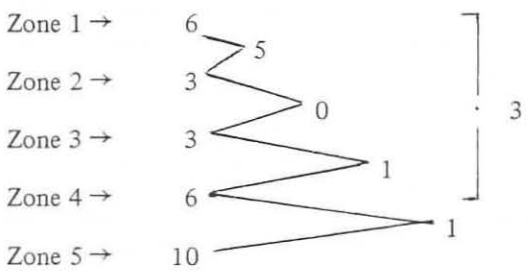
A part quelques genres de *Neanuridae* de l'Himalaya oriental, il ne semble pas que le subcontinent indien ait favorisé l'apparition d'un endémisme net au niveau générique malgré son insularisation géographique du Crétacé moyen à l'oligocène, ce qui est d'ailleurs un avantage certain dans la mise en évidence des liens phylogénétiques avec les autres formes tropicales.

Par contre, au niveau spécifique, une meilleure connaissance de la systématique nous en montrerait certainement de nombreux exemples. Ce sont les *Neanuridae* qui fournissent dans ce domaine le matériel le plus diversifié. Nous ne traiterons pas ce problème en détail, n'ayant pas encore achevé la description de toutes les espèces, mais nous pouvons en donner un aperçu quantitatif.

Dans les montagnes du sud de l'Inde, Nilgiri et Palni en particulier, nous avons dénombré 9 espèces endémiques de *Neanurinae*. Quant à la chaîne himalayenne, et toujours pour ce groupe zoologique, elle révèle une diversification est-ouest qui paraît basée sur les bassins versants et être à l'origine d'un néoendémisme sans aucun doute récent de vallée à vallée. Il ne faut pas oublier que la plupart des espèces sont forestières et ont dû peupler les milieux actuels en remontant d'aval en amont au fur et à mesure de la progression des climax forestiers. Nous possédons actuellement des documents relatifs à l'étage des forêts tempérées entre 2000 et 3400 m d'altitude dans 5 zones qui sont d'ouest en est :

1 – Le massif Annapurna-Lamjung (système de la Khali Gandaki).
2 – Le massif de Langtang-Gosainkund (Trisuli, affluent de la Khali Gandaki).
3 – La zone de Jiri-Jumbesi (système de la Sun Kosi).
4 – La crête du Jaljale (entre Arun et Tamur, système de la Sun Kosi).
5 – La région du Sikkim et de Darjeeling (vallée de la Tista).

Le nombre d'espèces de Neanuridae localisées à une seule de ces zones ou communes à plusieurs d'entre elles s'établit comme suit :



Il serait intéressant de généraliser les prospections tout au long de la chaîne himalayenne du Cachemire à l'Assam pour avoir une idée de l'ampleur des phénomènes de spéciation dans un matériel biologique aussi diversifié. C'est un de nos projets de recherche, malheureusement freiné par la difficulté des prospections sur un aussi vaste domaine. Un tel programme aurait aussi l'avantage de nous apporter les éléments qui nous font défaut sur les régions d'origine des Neanuridae himalayens, en particulier sur la possibilité d'un enracinement de certaines lignées dans les massifs birmano-chinois.

Conclusions

Le peuplement en Collemboles de l'Inde et de la chaîne himalayenne résulte de la superposition de nappes biologiques d'inégale importance.

1/ Un peuplement édaphique généralisé de formes ubiquiste ou pangéenne, assez peu diversifié.

2/ Un peuplement d'Entomobryomorphes et de Symphypléones subépigés largement tropicaux mêlés à quelques Poduromorphes et Isotomidae édaphiques, peuplement qui tend à se raréfier en altitude.

3/ Un peuplement paléarctique venu du nord, récent et appauvri, qui se surajoute dans les milieux tempérés et froids de l'Himalaya, vraisemblablement limité par la barrière écologique des steppes et déserts.

4/ Un peuplement spécifique de Neanurinae issu de lignées anciennes toutes plus ou moins liées à l'histoire du gondwana oriental et bien diversifié entre 2000 et 4000 m.

Nous limitant volontairement aux lignées les plus fiables sur le plan systématique, nous avons pu définir un certain nombre d'aires dont les figures font ressortir nettement les contours et les centres de gravité.

Ces aires ne concordent guère avec les grandes régions biogéographiques définies de façon classique à partir de critères climato-écologiques déterminant leurs peuplements en Angiospermes ou en Tetrapodes comme la région orientale ou la région éthiopienne s. str. Elles ne peuvent s'expliquer non plus par une dissémination relativement récente de leurs composants, à quelques exceptions près.

Dans l'hypothèse d'une stabilité continue de socles-refuges exondés durant l'histoire de la planète, la plupart des répartitions constatées de nos jours posent une énigme qui ne peut se résoudre qu'en faisant appel soit aux théories hologénistes de Rosa, soit à celles des ponts continentaux dont on attend toujours des traces tangibles.

Seules les théories mobilistes peuvent nous apporter un début de réponse satisfaisante pour l'esprit. Nous nous garderons bien cependant, vu l'imprécision des limites paléogéographiques et de la chronologie de la dérive, de pousser plus loin nos conclusions. Nous pouvons cependant affirmer que les Collemboles apparaissent d'ores et déjà comme de bons indicateurs chorologiques et de bons «témoins» du déplacement des terres émergées dans cette partie du monde, dans la mesure où la répartition de la plupart des espèces ne peut s'expliquer par le simple jeu de la limitation écologique actuelle des biotopes, même si celle-ci contribue à accentuer leur localisation. A cet égard, l'analyse précise des milieux en «discordance écologique» au sein des grandes régions biogéographiques reconnues sur la planète, nous apporte un précieux secours (milieux refuges souterrains des régions méditerranéennes, humus froids et humides des massifs montagneux dans la zone holotropicale).

La chorologie des *Phylliomeria* par exemple s'explique incontestablement beaucoup mieux par l'éclatement de l'est gondwanien que par l'écologie actuelle de la zone indo-éthiopienne.

Il reste cependant encore bien des points d'interrogation sur l'origine et l'histoire de certaines lignées asiatiques, en particulier celles que nous avons appelées gondwano-cathaysiennes. Elles posent le problème des rapports de la province sino-malaise avec l'Angarie d'une part, le socle australo-guinéen d'autre part ; tout en ignorant les limites de la ligne Weber-Wallace, elles débordent en outre de la zone holotropicale et remontent au nord jusqu'au Japon. Leur pénétration sur le continent indien se fait incontestablement par l'est.

S'agit-il de lignées inabrésiennes coupées de leurs racines et diversifiées secondairement sur le nord du socle australien ou de souches paléantarctiques ayant migré vers le nord, comme le laisserait supposer la persistance des pièces buccales broyeuses chez les formes primitives ?

Les données paléogéographiques de cette région du globe sont si hypothétiques qu'il nous faudra encore nous en tenir longtemps à la plus grande prudence.

Mais l'éventualité de l'existence d'une ou plusieurs plaques chinoises, elles-mêmes détachées du gondwana oriental antérieurement à la migration indienne, serait évidemment pour le biogéographe un encouragement à rechercher dans le domaine gondwan classique l'origine de lignées aujourd'hui localisées à l'Asie du sud-est, chez les *Neanuridae* en particulier.

Malgré l'état encore fragmentaire des indices dont nous disposons, il n'est pas douteux que le subcontinent indien, morceau de gondwana porteur de lignées africano-malgaches, placé sur la route des migrations est-ouest des lignées sino-malaises ou australo-guinéennes et plus récemment ouvert par le nord aux influences paléarctiques, constitue un des carrefours antéjurassiques du complexe édaphique.

La surrection himalayenne en multipliant les niches écologiques et les conditions de ségrégation des espèces a joué incontestablement un rôle à la fois conservateur et diversificateur de vieilles lignées susceptibles de nous fournir ça et là quelques fils conducteurs dans les reconstitutions paléogéographiques.

Bibliographie

BETSCH J.M. (1980) – Eléments pour une monographie des Collemboles Symphypléones. *Mémoire Mus. Nat. Hist. Nat.*, A, 116, pp. 3-227.

CASSAGNAU P. (1961) – *Ecologie du sol dans les Pyrénées centrales. Les Biocénoses de Collemboles*. Paris, Hermann éd., 235 p.

CASSAGNAU P. (1971) – La phylogénie des Collemboles à la lumière des structures endocrines rétro-cérébrales. *1er Symp. Int. Zoophyl.* Salamanque, 1969, pp. 333-349.

CASSAGNAU P. (1977) – La variabilité des chromosomes polytènes chez *Bilobella aurantiaca* Caroli (Collembole neanuridae) et ses rapports avec la biogéographie et l'écologie de l'espèce. *Arch. Zool. Exp. Gen.*, 117, pp. 511-577.

CASSAGNAU P. (1977) – Données préliminaires sur les Collemboles édaphiques de l'Himalaya népalais. *Coll. Int. C.N.R.S. : Ecol. et Géol. Himalaya*, pp. 129-134.

CASSAGNAU P. (1979) – Les Collemboles néanuridae des pays dinaro-balkaniques : leur intérêt phylogénétique et biogéographique. *1er Symp. Int. Zoogéog. Ecol. Grèce et régions avois.* Athènes, 1978, pp. 185-204.

CASSAGNAU P. et DEHARVENG L. (1980) – Sur l'intérêt biogéographique et cytogénétique d'un nouveau genre de Collemboles Neanuridae : *Travura* n. g. *Trav. Lab. Ecob. Arthr. édaph. Toulouse*, 2 (2), pp. 1-12.

DELAMARE-DEBOUTTEVILLE C. (1948) – *Phylliomeria africana* n. g. n. sp. Nouveau type de Collembole d'Afrique Orientale. *Rev. Fr. Ent.*, 15, pp. 182-185.

DELAMARE-DEBOUTTEVILLE C. et BOTOSANEANU L. (1970) – *Formes primitives vivantes*. Paris, Hermann éd., 231 p.

DENIS J.P. (1948) – Collemboles d'Indochine récoltés par M. C.N. Dawydoff. *Nat. Entom. Chin.*, 12, pp. 183-311.

JEANNEL R. (1942) – *La genèse des Faunes terrestres*. Paris, P.U.F., 513 p.

LEGENDRE R. (1979) – Les Araignées et la dérive des continents austraux. *Ann. Biol.*, 18, (1-2), pp. 37-68.

MARI-MUTT J. (1979) – A revision of the Genus *Dicranocentrus* Schött (Insecta : Collembolla : Entomobryidae). *Bull. Univ. Puerto Rico*, 259, pp. 1-77.

MASSOUD Z. (1967) – Monographie des Neanuridae, Collemboles à pièces buccales modifiées. *Biol. Amér. Austr.*, C.N.R.S., Vol. 3, 400 p.

YOSII R. (1966) – Collembola of Himalaya. *J. College Arts. Sc. Chiba Univ.*, 4, (4), pp. 461-531.

YOSII R. (1971) – Collembola of Khumbu Himal. *Khumbu Himal,* Innsbrück, 4, pp. 80-130.